

大山雀和褐头山雀种间关系研究

刘迺发 李 岩 刘敬泽

(兰州大学生物系)

摘 要

在地理分布重叠地区的大山雀 *Parus major* 和褐头山雀 *Parus montanus* 栖息地海拔高度不同。大山雀栖于海拔2,370米以下,集中于次生杨桦林和老年人工杨树林;褐头山雀栖于海拔2,300米以上,集中于混交林和山杨栎林。它们的栖息地有一定重叠,但重叠值较低。重叠地带觅食生态位的四维中,树种选择一维有所不同,其余三维生态位重叠值均较大。两个种营养生态位有一定重叠,食物大小的重叠值更大。在进化发展过程中,两种山雀间完全的生态分离没有发生。

关键词: 大山雀, 褐头山雀, 栖息地, 生态位, 种间关系。

大山雀 *Parus major* 和褐头山雀 *Parus montanus* 分类关系相近,自我国东北到西南,长江以北至阿尔泰地区地理分布重叠。两个种的个体生态已有不少研究,但种间生态关系未见有专题研究报道。1984—1986年我们调查了两种山雀的栖息地选择,觅食生态位和食物,以探讨其种间关系,结果报道如下。

一、工作地区和方法

1. 工作地区: 1984年4—7月,1985年5—6月在祁连山东段冷龙岭,东经101°49′30″~102°22′45″,北纬37°34′49″~38°14′34″,调查了两种山雀的栖息地和食物。更详细的工作于1986年3—6月在兰州市兴隆山进行。

兴隆山位于兰州市南35公里,植被由下列群落组成。人工杨树 (*Populus*) 群落,海拔2,100~2,190米;次生落叶阔叶林,在山的阴坡为山杨 (*Populus davidiana*)——桦树 (*Betula*) 群落,海拔2,200~2,370米,在阳坡为山杨——栎树 (*Quercus liaotungensis*) 群落,海拔2,380米以上;桦树——青杆 (*Picea wilsonii*) 群落,分布于阴坡,海拔2,370~2,450米;青杆群落,分布于山的阴坡,海拔2,400米以上;溪谷河柳 (*Salix eritrepha*)——小檗 (*Berberis diaphana*) 群落,海拔2,300~2,500米;溪谷纯河柳群落,海拔2,400米以上。

2. 工作方法: 在同一山谷,按上述不同群落,不同海拔高度,连续选择11个100×100米的样地,以测绳丈量并标记(表1)。

调查自3月12日至5月13日,每周调查4天,每天调查2次,早8:00~12:00时,下午14:00~17:00时,结果整理取平均数。3月12日~4月12日为繁殖前期,4月13日后为繁殖期。

调查包括下述内容。

1.各样地内两种山雀的数量。

2.觅食生态位,参照Saether (1983)方法,调查在两种山雀栖息地重叠地带进行,分4维。

(1)结构层(structural layer)树干、树冠、灌丛、地面、岩壁、空中。

(2)树的种类(tree species)选择杨树、桦树、山杨、柳树、栒子、栎树,青杆进行标志,并量好高度分段。

(3)觅食高度(foraging height)分 ≤ 2 米,2.1~5米,5.1~7米,7.1~9米, ≥ 9 米等高度段。

(4)水平位(horizontal position)同一高度的树枝分为枝干,枝叉的内、中、外三分之一。

调查记录两种山雀在各维中出现的觅食次数。每天每维观察半小时。

3.食物种类和大小:每次调查后在栖息地重叠地带采两种山雀各1~2只,分析食物成分,以精确度1/100克的天平称量食物重量,以卡尺量可量食物的大小。

调查结果以下列公式处理。

$$B = \frac{1}{\sum_i P_{ij}^2}$$
 (Hurlbert 1978) 计算生态位的宽度, P_{ij} 代表 j 种山雀在 i 项中出现的频率。

$$O = 1 - \frac{1}{2} \sum_i |P_{ij} - P_{ik}|$$
 (Hurlbert 1978) 计算生态位重叠值,其中 P_{ik} 同 P_{ij} , 仅代表 k 种山雀。

$$\alpha_{j(k)} = \sum_i (P_{ik} \cdot P_{ij}) / \sum_i P_{ij}^2$$
 (Hurlbert 1978) 计算两种山雀的竞争系数, P_{ik} , P_{ij} 同前。系数的生态学意义参见Hurlbert (1978)。

二、结 果

1. 栖息地选择

在兴隆山和冷龙岭调查的两种山雀对栖息地选择的结果列入表1和2。

在兴隆山大山雀栖息于海拔2,370米以下,更集中于次生杨桦林群落和人工杨树群落。褐头山雀栖息于2,300米以上,更多见于针阔混交林和山杨栎树群落。在冷龙岭大山雀栖息于海拔2,270米以下,仅见于低山带人工阔叶林。褐头山雀栖息于2,140米以上人工阔叶林群落,次生阔叶林群落,混交林群落,云杉林群落。褐头山雀的生态位宽度,无论在冷龙岭还是在兴隆山,无论繁殖前期还是繁殖期,均较大山雀宽,说明褐头山雀能开拓更广泛的栖息环境,生态幅比较宽。在兴隆山海拔2,300~2,370米,在冷龙岭海

拔2,140~2,270米两种山雀栖息地重叠, 但生态位的重叠值并不高, 其间存在一定的竞争, 但并不强烈。

表1. 兴隆山两种山雀栖息地的选择

Table 1. Selection of habitat of Great Tit and Willow Tit, in Xinglong Mountain

生 境 habitat	海拔高度 (米) altitude (m)	繁殖前期 before breeding		繁殖期 breeding period	
		大山雀	褐头山雀	大山雀	褐头山雀
		(只/公顷)	(只/公顷)	(只/公顷)	(只/公顷)
		Great Tit (N/ha.)	Willow Tit (N/ha.)	Great Tit (N/ha.)	Willow Tit (N/ha.)
人工幼杨林 artificial young poplar	2,100	0.42	0	0.67	0
人工老年杨树林 artificial old-age poplar	2,170	2.52	0	2.67	0
人工中年杨树林 artificial mid-age poplar	2,190	0.43	0	1.00	0
次生杨桦林(1) secondary poplar-birch(1)	2,200	0.90	0	1.44	0
河柳—小蘗灌丛 willow-Berberis shrubs	2,300	0.55	1.23	0.61	0
次生杨桦林(2) secondary poplar-birch(2)	2,350	1.59	1.45	4.27	2.10
针阔混交林 mixed forest	2,370	0.28	2.10	0.89	4.05
山杨栎林 mountain poplar-oak forest(1)	2,380	0	1.85	0	5.15
青 杆 林 coniferous forest	2,400	0	1.04	0	2.09
河 柳 林 willow	2,420	0	1.22	0	2.64
山杨栎林 mountain poplar-oak forest(2)	2,430	0	1.59	0	3.18
B		4.29	6.62	4.43	5.36
O			0.25		0.20
$\alpha_j(k)$		0.21	0.32	0.28	0.36

2. 觅食生态位

对四维的觅食生态位调查结果分别列入表3~6。

表2. 冷龙岭两种山雀栖息地的选择

Table 2. Selection of habitat of Great Tit and Willow Tit, in the Lenglong Mountain

时间 time	种类 species	密度 (只/公顷) density	生境 habitat	人工林 artificial forest	次生阔叶林 broadleaf forest	混交林 mixed forest	云杉林 conifer forest	高山灌丛 alpine shrubs	B	O	α_j/k
1984. 6	大山雀 Great Tit			0.45	0	0	0	0	1	0.28	0.28
	褐头山雀 Willow Tit			0.55	0.38	0.55	0.45	0	3.93	1.10	1.10
1985. 6	大山雀 Great Tit			0.51	0	0	0	0	1	0.30	0.30
	褐头山雀 Willow Tit			0.53	0.41	0.51	0.31	0	3.92	1.18	1.18

* 方法同兴隆山一致。

表3. 两种山雀在树种—维生态位的宽度和重叠值

Table 3. The niche breadth(B) of the Great Tit and Willow Tit and the niche overlap between them (O) for the different periods in the tree species dimension

时间 time	种类 species	杨树 poplar	白桦 white birch	柞子 mountain rose	柳树 willow	青杆 China fir	忍冬 honeysuckle	栎树 oak	山杨 mountain poplar	n	B	O	α_j/k
繁殖前期 before breeding	大山雀 Great Tit	68	17	3	0	0	0	0	1	89	1.61	0.19	0.19
	褐头山雀 Willow Tit	8	4	42	0	0	0	3	14	71	2.46	0.24	0.29
繁殖期 breeding period	大山雀 Great Tit	95	29	12	1	1	0	0	16	154	2.31	0.42	0.30
	褐头山雀 Willow Tit	10	16	44	7	10	4	0	27	118	4.36	0.58	0.58

表4. 两种山雀在结构层一维的生态位宽度和重叠

Table 4. The niche breadth(B) of the Great Tit and the Willow Tit and the niche overlap (O) between them for the different period on the structural layer dimension

时间 time	种类 species	树干 trunk	树冠 crown	灌木 bushs	地面 ground	岩石 rock	空中 air	n	B	O	$\alpha_j k$
繁殖前期 before breeding	大山雀 Great Tit	32	75	14	10	3	5	139	2.77	0.45	0.56
	褐头山雀 Willow Tit	1	19	51	7	0	2	80	2.12		0.43
繁殖期 breeding period	大山雀 Great Tit	28	127	19	1	1	1	177	1.81	0.58	0.69
	褐头山雀 Willow Tit	2	57	66	0	0	2	127	2.12		0.81

表5. 两种山雀在水平位一维生态位的宽度和重叠

Table 5. The niche breadth (B) of the Great Tit and the Willow Tit and the niche overlap between them (O) for the different period in the horizontal position dimension

时间 time	种类 species	树干 trunk of branch	内1/3 inner third of branch	中1/3 middle third of branch	外1/3 outer third of branch	n	B	O	$\alpha_j k$
繁殖前期 before breeding	大山雀 Great Tit	32	25	27	6	90	3.36	0.68	0.76
	褐头山雀 Willow Tit	2	5	8	7	22	3.41		0.77
繁殖期 breeding period	大山雀 Great Tit	18	37	63	29	147	3.32	0.69	0.88
	褐头山雀 Willow Tit	2	9	12	23	46	2.79		0.74

表6. 两种山雀对觅食高度的选择及生态位宽度和重叠

Table 6. The niche breadth (B) of the Great Tit and the Willow Tit and the niche overlap between them (O) for the different period in the foraging height dimension

时间 time	种类 species	≤2米	2.1~5米	5.1~7米	7.1~9米	≥9米	n	B	O	$\alpha_j k$
繁殖前期 before breeding	大山雀 Great Tit	43	42	21	12	10	128	3.81	0.65	1.23
	褐头山雀 Willow Tit	56	20	5	0	0	81	1.84		0.60
繁殖期 breeding period	大山雀 Great Tit	40	52	60	14	2	168	3.48	0.60	0.96
	褐头山雀 Willow Tit	64	23	12	1	0	100	2.10		0.58

依表3~6, 两种山雀所选择的觅食树种有些不同, 大山雀更喜欢在杨树和桦树上觅食, 褐头山雀更喜欢在栒子和山杨树上觅食。褐头山雀的生态位在树种选择一维较大大山雀宽, 能选择更多的树种觅食。其间生态位有一定重叠, 且繁殖期较非繁殖期重叠值更大。表6两种山雀生态位重叠值稍高, 大山雀较褐头山雀生态位宽, 所选择的觅食高度幅较褐头山雀宽, 褐头山雀主要低于2米的高度觅食。表4和表5两种山雀所选择的觅食地点相似, 生态位重叠值相近, 且是四维中重叠值最高的两维, 说明在这两维两个种竞争较激烈。这两维中生态位的宽度也相近。

3. 营养生态位

(1) 食物种类: 食物分析的结果列入表7。

表7. 两种山雀的食物
Table 7. The kinds of food the Great Tit and Willow Tit

食物种类 kinds of foods	占% % of diet	时间 time	繁殖前期 before breeding		繁殖期 breeding period	
			大山雀	褐头山雀	大山雀	褐头山雀
			Great Tit	Willow Tit	Great Tit	Willow Tit
植物种子	seeds		39.17	45.0		
小麦	Weat		2.1		0.42	
树芽	shoots of tree		11.78			
植物根	roots of plant					0.46
菌类	mushrooms		2.22			
小蠹虫	Scolytoidea			28.0		2.32
虫卵	spawns of insect		27.71	10.65	15.22	28.7
蛾卵	spawns of moth					3.0
虫蛹	pupas of insect		2.64		0.14	
大蛱蝶	Loopers					0.46
蜘蛛	spiders		0.32	10.0	0.56	
苍蝇	flies		1.96		0.82	
蛾子	moths				0.42	
姬蜂	Ichneumonidae				12.5	15.45
鳞翅目	Lepidoptera		8.28	1.35	17.39	47.69
鞘翅目	Coleoptera		3.82	5.0	52.53	1.92
	O			0.55		0.47
	B		3.90	3.27	2.86	2.95

(2) 食物大小的选择: 食物大小测量的结果列入表8。

依Hurlbert (1978) 提供的方法, 在资源位 (resource state) 不等的情况下, 以公式 $L = (A/X \cdot Y) \cdot \sum_i (x_i y_i / a_i)$ 计算两种山雀选择食物大小的重叠值。式中 $A = \sum a_i$, $X = \sum x_i$, $Y = \sum y_i$ 。结果 $L = 0.78$ 。这说明两种山雀选择的食物大小相当接近。

表8. 两种山雀对食物大小的选择

Table 8. The selection of food size of the Great Tit and the Willow Tit

食物段 (毫米)	占总量的%	占两种山雀各自食物的%		% of diet
size of food(mm)	% of total diet	大山雀(xi) Great Tit(Xi)	褐头山雀 (yi) Willow Tit (yi)	
≤ 1	23.22	5.21	48.68	
1.01—2	35.79	57.99	36.54	
2.01—3	33.12	30.58	4.09	
3.01—4	2.30	3.63	0.40	
4.01—5	0.71	1.02	0.26	
5.01—6	3.12	0.37	6.86	
6.01—7	1.31	0.28	2.77	
7.01—8	0.11	0	0.26	
8.01—9	0.27	0.47	0	
≥ 9	0.06	0.37	0.13	

依表 7, 营养生态位的重叠值在繁殖前期为 0.55, 繁殖期为 0.47, 说明两种山雀食物种类有一定差异。同种食物在各山雀食物中所占比例不甚相同。繁殖前期大山雀植物性食物占 55.27%, 高于褐头山雀, 有种子、树芽和菌类, 褐头山雀则嗜食种子; 动物性食物中大山雀以虫卵和鳞翅目幼虫为主, 而褐头山雀喜食小蠹虫。繁殖期植物性食物极少, 大山雀以鞘翅目昆虫为主, 而褐头山雀以鳞翅目幼虫和虫卵为主。两种山雀繁殖前期营养生态位较繁殖期宽, 说明在食物缺乏的季节, 它们能更广泛地开拓食物资源。

三、讨 论

依两种山雀种间关系的调查研究, 下列问题值得讨论。

1. 种间竞争的结果: 栖息在同一地区的、分类关系相近的两种山雀, 在栖息地、觅食生态位和营养生态位方面都或大或小地存在生态位重叠。这种结果不同于一种完全排挤掉另一种, 也不同于使另一种完全改变生态要求的生态分离。Saether (1983) 研究同一群落中两种柳莺 (*Phylloscopus trochilus*, *P. collybita*) 与此相似。Edington (1983) 研究的非洲灌丛和人工林鸟类群落中的相似种也有类似情况。这些研究结果说明生活在同一地区的竞争种间允许其间生态位有一定程度的重叠, 以生态要求差异方面来减缓生态要求相同方面所引起的激烈竞争。

2. 种间关系动态: 表 1 繁殖期褐头山雀的生态位宽度和两个种的生态位重叠值减少, 而种间竞争系数增加。这种结果是因为非繁殖期在各地觅食游荡的山雀繁殖期返回森林占区繁殖, 使调查地区山雀的种群数量增加, 大山雀增加 72.65%, 褐头山雀增加 83.13%, 导致各自的生态位宽度增加和其竞争系数增大, 但以减小生态位重叠值来减缓种间竞争。

依表2, 不同年度相同季节两种山雀之间生态位宽度, 重叠值和竞争系数比较稳定。

表1与表2比较相同季节不同地区生态环境不同, 生态位的宽度, 重叠值和竞争系数不同。

参 考 文 献

- Edington, M. J. and M. A. Edington 1983 Habitat partitioning and antagonistic behaviour among the birds of a west African scrub and plantation plot. *Ibis* 125(1), 74—89.
Hurlbert, S. E. 1978 The measurement of niche and some relatives. *Ecology*, 59(1), 67—77.
Saether, B-E. 1983 Habitat selection, foraging niches and horizontal spacing of Willow Warbler *Phylloscopus trochilus* and Chiffchaff *P. collybita* in area of symptry. *Ibis*, 125(1), 24—32.

STUDIES OF INTERSPECIFIC RELATIONSHIP BETWEEN GREAT TIT AND WILLOW TIT

Liu Naifa Li Yian Liu Jingze
(Department of Biology, Lanzhou University)

The investigation of interspecific relationship between the Great Tit *Parus major* and Willow Tit *Parus montanus* was carried out at the Qilian Mountain, from April to Juny of 1984, from May to June of 1985 and at the Xinglong Mountain from March to May of 1986 in Province Gansu. The paper deals with the interspecific relationship between the Great Tit and Willow Tit in the selection of habitat, foraging niches and the analysis of food.

In the overlap areas of geographic distribution, overlap value of niche between the Great Tit and the Willow Tit is lower in the altitude of habitat. The Great Tit habits at an altitude of below 2,370m, and preferring chiefly to aspen-birch community and artificial old-age popular community, but the Willow Tit habits at an altitude of over 2,300m, preferring more greatly to the mixed community and mountain aspen-oak community. There are certain overlap in their habitats, but the overlap value is lower. In the overlap among 4 dimensions of foraging niches between two species of tit, there is lower overlap value of niche in the dimensions selecting the kinds of trees, but the overlap value of niches is all greater in the others. Between two species of tit there is certain overlaps in the trophic niche, and overlap value of size of food is more great. In the course of evolution and development, through ecological separation between two species does not take place.

Key words: Graet Tit, Willow Tit, Habitat, Niche, Interspecific relationship.